

О МИКРОСТРУКТУРЕ ТРУБОК СОВРЕМЕННЫХ СПИРОРБИД (ANNELIDA, POLYCHAETA)

© 2008 г. А. П. Ипполитов, А. В. Ржавский

Представлено академиком Д.С. Павловым 15.06.2007 г.

Поступило 18.06.2007 г.

Среди полихет известковые трубы – уникальная черта семейств Spirorbidae, Serpulidae и некоторых представителей Sabellidae. Имеющиеся в литературе сведения о микроструктуре трубок спирорбид единичны [5–7], в отношении серпулид такой информации несколько больше. Недостаток данных приводит к тому, что ископаемые остатки неясной систематической принадлежности с известковыми трубками интерпретируются как черви [1, 4, 8]. Включение конвергентно сходных ископаемых с иной микроструктурой трубок [6, 7] в состав спирорбид ведет к некорректному выводу о древности группы, являющемуся важным аргументом при филогенетических построениях [3]. Изучение разнообразия микроструктур трубок современных спирорбид может дать ответ на вопрос о возможности использования этих данных для определения видовой и родовой принадлежности по трубкам и в перспективе оказаться продуктивным подходом в изучении палеонтологического материала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

С помощью растрового электронного микроскопа “Camscan” были изучены микроструктуры трубок 62 видов спирорбид, относящихся к 21 роду и подроду из всех 6 подсемейств (Paralaeospirinae, Romanchellinae, Spirorbinae, Circeinae, Januinae и Pleolariinae), что составляет около 40% видового разнообразия современных форм. Микроструктура стенки изучалась на продольных сколах без травления. В целях выявления изменчивости по возможности изучали несколько экземпляров каждого вида.

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова
Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова
Российской Академии наук, Москва

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Трубы взрослых спирорбид имеют небольшой размер (диаметр спирали 1.5–4, реже до 8 мм), спирально-плоскостную форму со смыкающимися, реже разомкнутыми 3–4 оборотами. Как правило, они белые непрозрачные, с меловидной (матовой) или, реже, фарфоровидной (блестящей) поверхностью. У некоторых видов трубы полупрозрачные с блестящей поверхностью или абсолютно прозрачные, стекловидные. Поверхность может быть гладкой или иметь продольные и поперечные гребни, вдавления (альвеолы). На внутренней стороне оборотов толщина стенки обычно в 3–4 раза меньше относительно внешней стороны, что касается микроструктуры, то наблюдается тенденция к упрощению и редукции отдельных слоев. Внутренняя поверхность трубок выстлана органическим слоем различной толщины. Он часто не заметен под бинокуляром, но иногда бывает пигментирован и хорошо различим. В стенках на продольных сколах обычно заметна характерная “параболическая” текстура, отражающая конфигурацию элементарных линий роста, выгибающихся по направлению к переднему краю трубы.

Принципиальными структурными элементами стенок (рис. 1а) являются следующие.

1) Слой сложен хаотически ориентированными кристаллами удлиненной, слабо удлиненной и изометричной формы или их смесью (рис. 1б). Размер удлиненных кристаллов до 5 мкм при ширине 0.75 мкм, изометричные кристаллы имеют 0.5–1 мкм в диаметре, иногда до 2.5–5 мкм. У большинства спирорбид этот слой слагает основную часть стенки. В разных его частях обычно присутствуют разные типы кристаллов и в ряде случаев может быть установлено закономерное изменение их облика по направлению от внутренней стенки к наружной. Для этого слоя характерно относительно рыхлое сложение, при котором кристаллы не сцеплены друг с другом.

Более удлиненные кристаллы обычно тяготеют к области перегиба параболических линий ро-

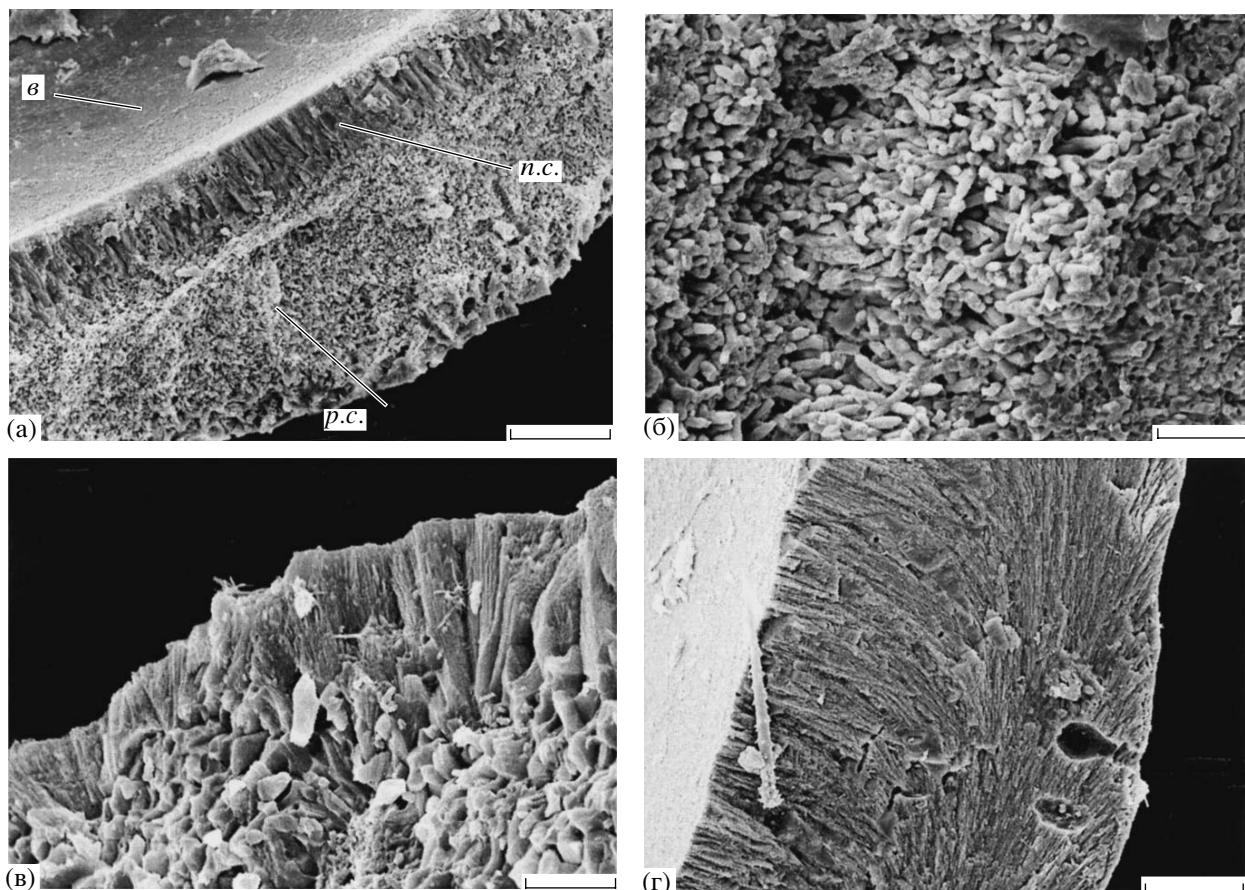


Рис. 1. Строение микроструктур трубок спирорбид на продольных сколах. а – *Spirorbis rothlisbergi*, общий вид стенки, шкала 30 мкм (в – органическая выстилка, *n.c.* – призматический слой, *p.c.* – основной рыхлый слой); б – строение основного слоя на примере *Protoleodora ushakovi*, шкала 20 мкм; в – строение призматического слоя (наружная поверхность *P. stalagmiae*), шкала 10 мкм; г – *P. augeneri*, общий вид стенки, сложенной полностью из призматических кристаллов, шкала 30 мкм.

ста в центральной части стенки. Также в центральной части основного слоя по линиям роста обычно можно наблюдать чередование узких попечевых слоев, сложенных кристаллами различного вида – более крупных удлиненных и мелких изометрических. Близ внешней и внутренней поверхностей трубы чаще состоит из более мелких изометрических кристаллов, сцепленных друг с другом. Границы “сцепленных” зон и центральной части нечеткие. При развитии на поверхности слоев призматического типа (см. ниже) уменьшение размера кристаллов мало заметно. В ряде случаев (некоторые *Bushiella*) кристаллы близ внешней поверхности крупнее, чем в центральной части слоя, но обычно соотношение обратное. В одном случае (*Protolaeospira stalagmiae*) крупными, слабо удлиненными кристаллами была сложена внутренняя часть стенки.

Внутренняя сторона трубок многих видов выстлана слоем удлиненных кристаллов длиной до 5–6 мкм при ширине 0,5 мкм, ориентированных длинной осью параллельно внутренней поверхно-

сти трубы. Они образуют обособленный тонкий слой толщиной в несколько микрометров, но у двух изученных видов (*Pileolaria militaris*, *Ampliaria spiculosa*) его толщина достигает 10–12 мкм. Идентичность облика кристаллов данного слоя кристаллам основного слоя предполагает общность способа происхождения, но упорядоченность кристаллов и резкая граница между слоями заставляют выделять выстилающий слой в качестве самостоятельной структурной единицы.

2) Слои сложены ориентированными кристаллами удлиненной формы (призматической или конической), обычно 10–15 мкм длиной (рис. 1в), ориентированы длинной осью перпендикулярно линиям нарастания. Такие кристаллы сливаются друг с другом и обычно образуют слои небольшой толщины (обычно около 5% или менее от общей толщины стенки) с призматической структурой на внутренней или наружной поверхности трубы, но у многих спирорбид такие слои отсутствуют. У нескольких видов (*Helicosiphon platyspira*, *Protolaeospira stalagmiae*) около наружной по-

верхности отмечена микроструктура, аналогичная сферулитовой призматической, описанной в [7]. Ее гомологичность призматическому внешнему слою, разновидностью которого она является, очевидна, так как на отдельных участках сферулиты преобразуются в слой с призматической структурой.

У некоторых видов удлиненные кристаллы тянутся по отдельным параболическим линиям роста внутрь основного слоя стенки, при этом внутренний призматический слой может соединяться с внешним, что показывает их генетическую общность. В центральной части стенки может наблюдаться чередование (как у *Romanchella quadricostalis*) призматических прослоек и характерной для основного слоя неупорядоченной структуры. У других видов (*Protolaeospira capensis*, *P. lebruni*) проникающие прослойки с призматической структурой редки и, по-видимому, маркируют остановки роста трубки. У видов с прозрачной стекловидной трубкой (*Protolaeospira augeneri*, *Crozetospira dufresnei*, род *Paradexiospira*) основной слой полностью редуцирован и стенка образована слившимися сильно развитыми призматическими кристаллами, ориентированными нормально по отношению к линиям роста (рис. 1г). Иногда между массивными слоями с призматической структурой в центральных частях стенки сохраняются реликты основного слоя с неупорядоченными кристаллами (*Protolaeospira striata*).

Общей закономерностью строения трубок большинства спирорбид можно считать более рыхлое строение центральной части стенки и более плотное сложение близ ее поверхностей. По-видимому, в краевых зонах значительную роль играет органическая фаза скелета, исполняющая роль цемента. Скульптура внешней поверхности, во многих случаях представленная продольными килями и хорошо заметная макроскопически, образуется за счет наращивания толщины основного слоя, тогда как длина кристаллов в призматическом слое, выстилающем внешнюю поверхность трубок, увеличивается незначительно.

Пространственные комбинации и взаимоотношения двух описанных выше типов микроструктур, образующихся, вероятно, различным способом секреции карбонатного вещества, а также зональность строения основного слоя определяют разнообразие микроструктур трубок спирорбид.

Особенности строения каждого из слоев (толщина, облик кристаллов, степень их гомогенности в пределах слоев, зональность) индивидуальны для большинства изученных видов, что позволяет сделать предварительный вывод о принципиальной возможности использования микроструктур для определения видовой принадлежности по трубкам. Для установления онтогенетических и внутривидовых вариаций микроструктурного строения необходимы дальнейшие исследования.

Можно сделать вывод о наличии единого и закономерного плана строения трубок спирорбид. Изучение микроструктур способно дать ключ к расшифровке палеонтологической летописи спирорбид и серпулид. Наши исследования также подтверждают вывод [2, 6, 7] о том, что ископаемые остатки, аналогичные по строению трубкам спирорбид и резко отличающиеся по микроструктуре, описанные из палеозойских и триасовых отложений, не принадлежат представителям Spirorbidae, так как не укладываются в диапазоны изменчивости микроструктур у recentных видов.

Авторы выражают благодарность сотрудникам кабинета электронной микроскопии ПИН РАН Л.Т. Протасевичу и А.В. Кравцеву за помощь в обеспечении и проведении исследований, а также многочисленным сборщикам и хранителям коллекционного материала, особенно Р. Knight-Jones и E.W. Knight-Jones (University College of Swansea, UK).

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы “Биоразнообразие и динамика генофондов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bandel K. // Mitt. Geol.-paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 1986. H. 61. S. 35–101.
2. Burchette T.P., Riding R. // Lethaia. 1977. V. 10. № 1. P. 17–28.
3. Knight-Jones P. // Zool. scr. 1981. V. 10. P. 183–202.
4. Misik M., Sotak J., Ziegler V. // Geol. Carpathica. 1999. V. 50. № 4. P. 305–312.
5. Sanfilippo R. // Riv. ital. paleontol. e stratig. 1998. V. 104. № 2. P. 279–286.
6. Taylor P.D., Vinn O. // J. Geol. Soc. London. 2006. V. 163. № 2. P. 225–228.
7. Weedon M.J. // Acta palaeontol. pol. 1994. V. 39. № 1. P. 1–15.
8. Yochelson E.L., Goodison R. // J. Paleontol. 1999. V. 73. № 4. P. 634–640.